

LES DIVERS TYPES DE PAUPIÈRES DES SAURIENS  
ET DES OPHIDIENS

Par F. ANGEL et A. ROCHON-DUVIGNEAUD.

La plupart des Sauriens ont une paupière supérieure et une paupière inférieure qui délimitent une fente palpébrale allongée horizontalement. La supérieure est courte, peu ou pas mobile, l'inférieure est plus large et obéit à un muscle rétracteur ou abaisseur qui s'insère à sa base et va d'autre part s'attacher au fond de l'orbite. Les Sauriens à paupières mobiles possèdent une nictitante.

Mais cette paupière inférieure est susceptible de modifications dans les différentes familles. Tout en restant mobile, elle peut être écailleuse et plus ou moins opaque ou bien présenter, au niveau de la cornée transparente, un disque aminci et translucide (A).

Certaines familles de Sauriens peuvent avoir une paupière transparente et fixe, à peu près identique à celle des Ophidiens (B).

La note suivante montre quelques formes de passage entre l'œil à paupières mobiles des Lézards typiques et l'œil à « lunette » des Serpents.

(A) SAURIENS A PAUPIÈRE INFÉRIEURE MOBILE, TRANSPARENTE OU NON.

Nous en décrivons quatre types principaux :

1<sup>o</sup> *Zonosaurus laticaudatus* (Grandid.) (Gerrhosauridé) (fig. 1). Paupières mobiles, l'inférieure étant la plus mobile et la plus étendue, écailleuse, les écailles du centre étant plus grandes que celles de la périphérie.

2<sup>o</sup> *Eremias vermiculata* Blanford (Lacertidé) (fig. 2). Les écailles centrales de la paupière inférieure sont amincies et translucides.

3<sup>o</sup> *Eremias guttulata* (Lichtenst.) (Lacertidé) (fig. 3). Au devant de la cornée la paupière inférieure est très mince et transparente, par l'effet d'une modification des plis écailleux qui se réduisent en ce point à quatre grandes écailles.

4<sup>o</sup> *Eremias guttulata* (Lichtenst.) (fig. 4). Autre exemplaire de la même espèce chez lequel la plicature est en voie de simplification par rapport au cas précédent.

Les paupières (fig. 4 bis) de ces Lézards sont constituées par un pli cutané formant bourrelet au niveau de son bord libre. Dans la

paupière inférieure la lame oculaire du pli est souvent renforcée par un cartilage tarse. Les bourrelets périoculaires et les paupières sont dédoublés sur de grandes étendues par des cavités qui paraissent contenir un liquide ténu, ne donnant pas de caillot.

*Mabuya gravenhorsti*. (Dum et Bib.) (Scincidé) (fig. 5 et 5 bis). Paupière inférieure mobile avec un disque transparent, précornéen, constitué par un amincissement des deux lames de la paupière, et par l'absence de plis ou écailles. Ainsi que le montre le dessin, cette « transparence » n'équivaut pas à celle d'une cornée.

(B) SAURIENS A PAUPIÈRE TRANSPARENTE ET FIXE, CIRCULAIRE, SANS COMMISSURES, APPLIQUÉE, COMME UN VERRE DE CONTACT, SUR LA CORNÉE DONT LA SÉPARE UN SAC CONJONCTIVAL. (Lunette ; sekundäre Brille des Allemands ; « Spectacle » des Anglais.

L'aspect extérieur de cette « lunette » diffère selon qu'elle est entourée d'un cercle plus ou moins complexe de petites écailles (fig. 6 et 7) ou que ces écailles font défaut : Dans ce dernier cas, la « lunette » est encastrée directement parmi les grandes écailles ou plaques de la tête, comme on le voit chez le Lézard *Typhlacontias* (fig. 8) et chez les Serpents (fig. 10).

Chez les Gekkos (fig. 9) la « lunette » est entourée d'un bourrelet supérieur et latéral saillant, à petites écailles.

*Hemidactylus mabouia* (Mor. de Jonnés) (Geckonidé) (fig. 9). Un bourrelet circulaire surtout évident aux parties supérieure et latérale et sans commissure ; de petites écailles entourent le disque transparent pré-cornéen.

*Ophisops elegans* (Ménétr.) (Lacertidé) (fig. 6). La zone de petites écailles est large et conserve la forme en amande qu'elle a chez les Sauriens à paupières mobiles.

Sur la coupe verticale de cet œil (fig. 6 bis) on voit qu'il existe un bourrelet périoculaire analogue à celui de la plupart des Sau-

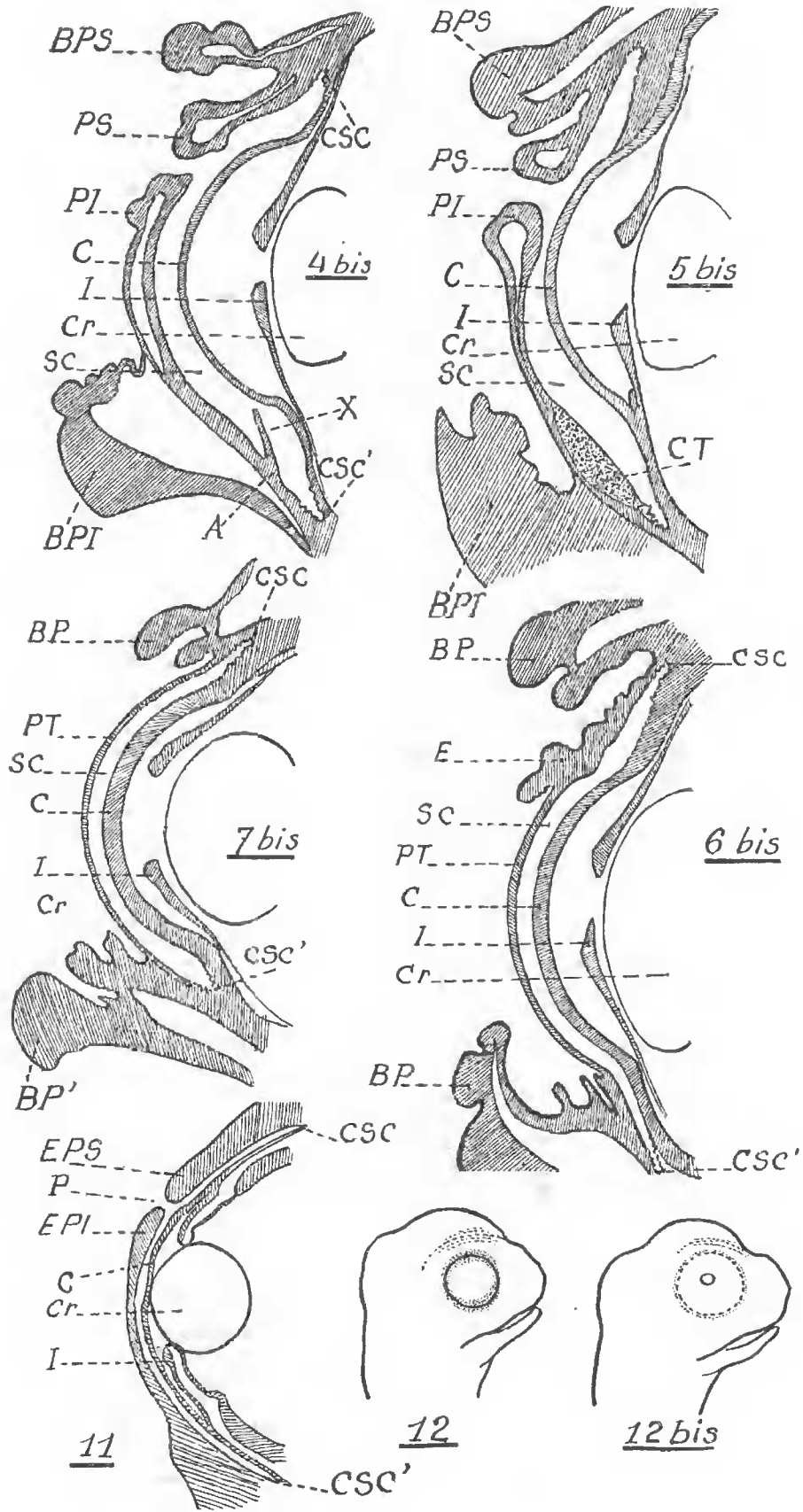
---

LÉGENDE DE LA FIGURE CI-CONTRE.

Coupe verticale de l'œil chez :

4 bis. *Eremias guttulata*. — 5 bis. *Mabuya gravenhorsti*. — 6 bis. *Ophisops elegans*. — 7 bis. *Ablepharus boutonii*. — 11. Œil et bourrelet palpébral de l'embryon de *Natrix natrix* (d'après Karsten) correspondant à 12 bis. — 12. Œil et bourrelet palpébral au début du développement (d'après Karsten). — 12 bis. Œil et bourrelet palpébral vers la fin du développement (représenté en coupe fig. 11).

A., Région d'insertion du muscle rétracteur de la paupière supérieure ; B. P. I. ; Bourrelet écailleux périoculaire inférieur ; B. P. S., *id.* supérieur ; C., Cornée ; Cr., Cristallin ; C. S. C., Cul de sac conjonctival ; C. S. C., *id.* ; E., Cercle d'écailles périoculaires ; E. P. S., Partie supérieure de l'ébauche palpébrale ; E. P. I., Partie inférieure de l'ébauche palpébrale ; I., Iris ; P., Pertuis (correspondant à la fig. 12 bis) ; P. I., Paupière inférieure ; P. S., Paupière supérieure ; P. T., Paupière transparente ; X. Pli conjonctival (ébauche de nictitante ?).



rics, une paupière transparente ou lunette, mince, de courbure parallèle à celle de la cornée, dont la sépare le sac conjonctival.

*Ablepharus Boutoni* (Desjard) (Scincidé) (fig. 7). La zone écailleuse devient plus étroite, tend à la forme circulaire et se rapproche ainsi des dispositions observées chez les Ophidiens. La coupe verticale (fig. 7 bis) montre une « lunette » à peu près identique à celle des Serpents.

*Typhlacontias*<sup>1</sup> *rohani* Angel. (Scincidé) (fig. 8). L'étroite zone écailleuse, encore présente chez *Ablepharus boutonii* a complètement disparu. La disposition de la « lunette » est identique à celle des Serpents (fig. 10).

*Eremias guttulata*. Il existe un long muscle abaisseur de la paupière inférieure, allant du fond de l'orbite à la base du cartilage tarse. Son point d'insertion palpébral est indiqué sur la fig. 4 bis A.

*Mabuya gravenhorsti*. Même muscle moins développé.

*Ablepharus* (fig. 7 bis). Le bord périphérique de la paupière transparente se continue par ses couches profondes avec une membrane qui a la même situation dans l'orbite que le rétracteur des espèces précédentes, mais ne paraît pas contenir des fibres musculaires.

*Ophisops elegans* (fig. 6 bis). Un muscle épais venu du fond de l'orbite s'attache à la base de la paupière transparente. Il s'insère donc à deux points fixes. Une pareille disposition se trouve également chez les Rapaces nocturnes dont l'œil immobile et adhérent aux parois orbitaires possède cependant des muscles « moteurs » à striation et innervation normales. L'absence de fonction ne suffit donc pas à faire disparaître immédiatement un organe.

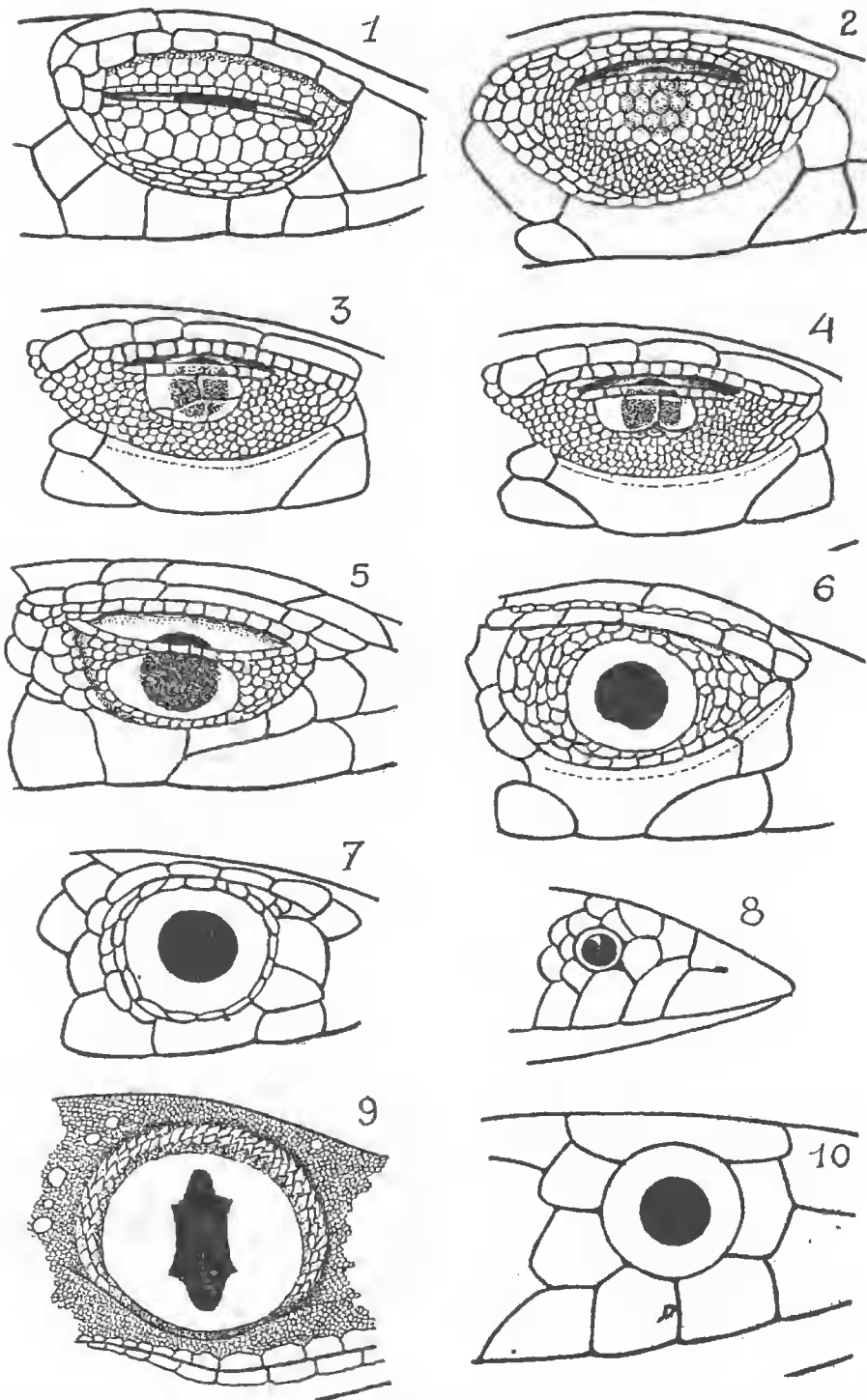
S. KARSTEN a constaté la présence de ce muscle chez *Ophisops*.

#### LES OPHIDIENS.

Tous les Ophidiens ont la paupière transparente et fixe, en verre de contact, mais non bordée d'une zone de petites écailles qui existe chez *Ophisops*, *Ablepharus* et les *Gekkonidés*. La lunette des Serpents et des *Typhlacontias* (Lézards) est immédiatement encastree dans un bourrelet à grandes écailles, rigide et d'une forme plus simple que le bourrelet des Sauriens.

Chez les Serpents, les dispositions essentielles sont les mêmes que chez les *Ablepharus*. L'examen histologique montre, au niveau de la paupière transparente, un épiderme dont la couche cornée très épaisse se détache au moment de la mue, dont la couche pro-

1. Le terme générique de *Typhlacontias* créé par BOUAGE surprend chez un animal dont l'œil est parfaitement évident, mais chez l'espèce *punctatissimus* de cet auteur, l'œil est dit « fort petit ». Les espèces du genre *Acontias* ont un œil petit, mais avec une paupière inférieure transparente.



1. *Zonosaurus laticaudatus* (Grand.). — 2. *Eremias vermiculata* Blanf. — 3 et 4. *Eremias guttulata* (Licht.). — 5. *Mabuya gravenhorsti* (D et B). — 6. *Ophisops elegans* Menetr. — 7. *Ablepharus boutoni* (Desjard). — 8. *Typhlacontias rohani*. Angel. — 9. *Hemidactylus mabouia* (M. de Jou). — 10. *Coronella austriaca* Laur.

fonde, mince, adhère au derme palpébral. Celui-ci, mince et parfaitement transparent, contient cependant un réseau de capillaires à larges mailles, dans lesquels le sang circule. (Couleuvre à collier, Vipère). L'épiderme et le derme de cette paupière transparente se continuent autour de l'œil, sous le bourrelet périoculaire, avec les couches correspondantes de la peau. La paupière est séparée de l'œil par la cavité virtuelle du sac conjonctival, dont le profond cul-de-sac atteint à peu près l'équateur de l'œil. Au niveau de ce cul-de-sac le feuillet palpébral de la conjonctive se continue avec le feuillet oculaire. L'épiderme cornéen, protégé, en permanence par la paupière fixe, reste extrêmement mince. La glande lacrymale, d'après LEYDIG, fait presque toujours défaut chez les Serpents. Cependant S. KARSTEN signale une glande lacrymale chez *Ablepharus Kitaibelii* Bibr. et B. de Saint-Vincent, Saurien à « lunette » de Serpent. La glande de Harder est par contre très développée, elle possède un canalicule excréteur qui, chez *Ablepharus*, *Ophisops* et *Tarentola*, s'abouche dans le sac conjonctival.

La nictitante semble toujours manquer chez les Reptiles à lunettes. Elle existe au contraire chez les Sauriens à paupières mobiles.

On a souvent considéré la paupière fixe des Serpents comme dérivant de la paupière mobile « à fenêtre » de certains Sauriens tels que *Mabuia*. Il suffirait en effet d'une soudure de la fente palpébrale pour que la paupière des Ophidiens fut à peu près réalisée. Mais on ne voit pas trace d'une pareille soudure chez les adultes. Nous ne savons d'autre part si elle existe chez les embryons, faute de renseignements sur le développement de la paupière fixe chez les *Gekkos*, *Ablepharus*, *Ophisops*, etc...

En revanche nous avons sur l'embryologie de la paupière de la Couleuvre à collier l'excellent mémoire de Schwarz KARSTEN (*Gegenbaur's Morph. Jahrbuch* n. 70, 1933, p. 499). Cet auteur a vu et figuré « que la lunette se développe chez cet Ophidien par un pli cutané circulaire, ressemblant à s'y tromper au repli qui chez les autres Reptiles donne naissance aux paupières. Evidemment il s'agit là de formations analogues. La lunette se développe à partir de l'ébauche des paupières des Reptiles sans lunette et non à partir d'un pli qui puisse être comparé à l'origine d'une nictitante ».

Les dessins de S. KARSTEN, plus clairement que son texte, montrent que la lunette des Ophidiens résulte du rétrécissement progressif de l'ouverture d'un pli circulaire. D'abord centrale, (fig. 12) cette ouverture à mesure qu'elle se rétrécit, se déplace vers le haut (fig. 11, (coupe) et fig. 12 bis). Il en résulte que la plus grande partie de la lunette est au-dessous de l'orifice et peut passer pour représenter une paupière inférieure. Mais en réalité il n'y a qu'un pli

circulaire, *sans commissures*, et qui se ferme de la périphérie au centre. Cet état embryonnaire de la lunette d'un Ophidien ne ressemble pas à l'état adulte de la paupière à fenêtre d'un Saurien, tel que *Eremias* ou *Mabuya*.

Suivant toute probabilité, la lunette des Ophidiens, bien qu'elle soit vraiment une paupière et non une nictitante, ne dérive pas directement de la paupière à fenêtre des Sauriens. Cette dernière apparaît çà et là, à des degrés divers de développement dans des familles différentes (Lacertidés, Scincidés, etc.) et ne constitue pas une série continue, une orthogénèse.

Les Reptiles, non seulement rampent, mais pénètrent dans une série de milieux offensants pour l'œil, le sable, les branchages, les broussailles, les fentes des arbres et des rochers. Il semblerait que l'on assiste, chez tels et tels d'entre eux à des tentatives (des inventions biologiques dirait le Pr. CUÉNOT) pour se créer une protection oculaire, pour voir malgré l'occlusion protectrice des paupières. C'est là du reste le fait de certaines espèces seulement<sup>1</sup>. D'autres résolvent le problème sans aucun artifice particulier. C'est ainsi que *Scincus scincus* parmi tant d'autres Scincidés s'enterre dans le sable avec des paupières mobiles, donc une cornée exposée tant qu'elles ne sont pas hermétiquement fermées. Au surplus, pour juger de l'utilité ou de l'inutilité de la protection oculaire, il faudrait connaître tout le détail du comportement de chaque espèce, savoir exactement ce qu'elle peut faire et ne peut pas faire. Quoiqu'il en soit, une protection de la cornée par une paupière inférieure, remontée, plus ou moins transparente au centre, s'ébauche chez certains Sauriens (type *Eremias*), s'améliore chez d'autres (type *Mabuya*), se perfectionne dans une troisième catégorie (types *Ophisops*, *Ablepharus*, etc.) et s'établit définitivement chez *Typhlacontias* et chez les Ophidiens. Chez ces derniers le développement de l'appareil palpébral paraît simplifié, en ce sens qu'il se fait à partir d'un bourrelet circulaire et non de deux bourrelets réunis au niveau des commissures et qui se souderaient par la suite.

On tend à mettre la transparence de la paupière au compte d'une induction exercée par la rétine, ou le cristallin, ou la cornée, hypothèse suggestive, mais encore bien vague.

*Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Poissons) du Muséum.*

1. La même transformation palpébrale se rencontre aussi chez les Xanthusidés et les Pygopodidés, familles très distinctes des Gekkonidés, Scincidés et Lacertidés, mentionnées précédemment.